干旱区地理
ARID LAND GEOGRAPHY

塔里木河下游柽柳灌丛土壤真菌群落结构及多样性分析

肖方南， 姜 梦， 李媛媛， 党寒利， 彭梦文， 庄 丽
（石河子大学生命科学学院，新疆 石河子 832003）

摘 要：土壤真菌群落对干旱区土壤生态系统功能的维持具有重要作用。为研究新疆干旱地区柽柳沙包和非沙包土壤理化性质对土壤真菌群落结构的影响，该实验采集了塔里木河下游英苏断面附近沙包柽柳灌丛和非沙包柽柳灌丛的冠幅内部、冠幅边缘和灌丛边缘3个位置的土壤，基于高通量测序对沙包柽柳灌丛和非沙包柽柳灌丛土壤真菌群落结构及功能进行初步研究，结合土壤理化性质，分析沙包和土壤因素对土壤真菌群落结构和功能的综合影响。结果表明：(1) 土壤pH、速效钾、全钾、铵态氮、速效磷在柽柳灌丛的不同位置存在显著性差异，而土壤含水量、电导率、总盐、有机质、全氮、全磷、硝态氮在整个柽柳灌丛中均无显著性差异。(2) 该区域柽柳灌丛土壤真菌分为1界，14门，48纲，110目，227科，410属，557种。在门水平上，子囊菌门、担子菌门和被孢霉门为该区域柽柳灌丛主要的优势菌门，在属水平上，链格孢属、曲霉属、*Stolonocarpus*、刺盘孢属、*unidentified_Saccharomycetales_sp*、裸子囊菌属为柽柳灌丛的主要优势菌属。(3) 通过分析土壤理化因子与土壤真菌群落的关系，发现全氮、速效钾、铵态氮是影响土壤真菌群落结构的主要环境因子，全磷与曲霉属、*Microthelia*、裸子囊菌属、*Phialosimplex* 均呈显著正相关关系，全氮与链格孢属呈显著正相关关系。(4) 基于FUNGuild真菌功能预测，在柽柳灌丛中共检测到腐生、共生、病理3类营养型和5类互有交叉营养型功能菌群，其中腐生营养型(30.0%)功能真菌在柽柳灌丛中占据主导优势，其次是病理-腐生-共生营养型(10.6%)、病理-共生营养型(5.9%)、共生营养型(4.3%)在柽柳灌丛中占据一定的优势。(5) 研究发现柽柳沙包和柽柳冠幅对土壤养分和土壤真菌的富集效应不明显，但在沙包冠幅内功能真菌与其它组存在明显差异，说明柽柳灌丛沙包和冠幅的综合效对土壤真菌功能组成有较大的影响。

关 键 词：高通量测序；功能基因预测；沙包；土壤真菌群落；柽柳
文章编号：

塔里木河是中国最长的内陆河，河岸荒漠植被是维系塔里木河流域生态系统稳定的基础。柽柳作为塔里木河下游流域的优势种，具有抗干旱、耐盐碱[1]、防风固沙[2-3]的特性和功能，在维护脆弱的生态系统中具有重要的作用。柽柳沙包广泛分布于塔里木河流域，能够富集周围土壤的养分从而形成“肥岛”，对柽柳的生长发育具有积极的促进作用[4-5]。目前对于“肥岛效应”的研究主要集中在土壤养分方面，利用高通量测序从微生物的角度去研究柽柳灌丛的“肥岛效应”这方面却鲜有报道。土壤微生物是自然环境中主要的分解者，可以参与到土壤的物质循环和能量转化过程中去，是土壤中的重要肥力因子[6]，可以有效反映土壤的健康状况[7]。在干旱、半干旱地区，植物灌丛所营造的局部环境对土壤微生物的生长繁殖具有积极促进作用，同时在沙包形成的过程中土壤微生物能够推动“肥岛”的发育[8-9]。目前已有专家学者通过传统培养的方法，发现土壤微生物在柽柳沙包冠幅内外有不同的变化[10]。然而，土壤微生物除了可培养的细菌外，还有像真菌、放线菌等许多不可培养的微生物，它们

收稿日期：2021-02-07； **修订日期**：2021-04-02
基金项目：国家自然科学基金地区项目(41561010)
作者简介：肖方南(1997-)，男，硕士研究生，主要从事植物生态方面研究. E-mail: 2507666852@qq.com
通讯作者：庄丽(1968-)，女，教授，主要从事干旱生态植物研究. E-mail: 2230688993@qq.com

对土壤生态系统也起着十分重要的作用,目前尚未见有相关系统研究报道。真菌作为微生物的主要成员,其分布广泛,具有很好的适应逆境胁迫的能力[11-12]。在干旱胁迫条件下真菌能促进宿主植物吸收水分和养分,有利于植物生长代谢活动[13],是土壤生态系统是否健康的指示物[14]。

本研究基于高通量测序技术,对塔里木河下游流域沙包和非沙包柽柳灌丛土壤真菌及土壤理化性质进行分析研究,探讨不同分类水平土壤真菌在柽柳沙包灌丛和非沙包灌丛中的分布机理,以及沙包和土壤因素对土壤真菌群落和功能的综合影响。以期探寻影响柽柳生长的优势菌群,为塔里木河流域植被的生态恢复提供理论基础。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

本次实验的研究区域处于塔里木河下游英苏断面附近,地理坐标为40°28′~40°30′N,87°51′~87°52′E,海拔在830~850 m,该研究区域属典型的极端干旱温带大陆气候,干旱少雨,蒸发强烈。年降水量为17.4~42.0 mm,蒸发量为2671.4~2902.2 mm。年平均气温在10.6~11.5 ℃之间。夏日炎热、冬季酷寒,夏季7月平均气温为20~30 ℃,35 ℃以上的高温达30~40 d,最高气温43.6 ℃;冬季1月平均气温为−10~−20 ℃,最低气温达−27.5 ℃。日照时间为2780~2980 h,全年太阳辐射5692~6360 $MJ \cdot m^{-2}$,无霜期达187~214 d,最大风速20~40 $m \cdot s^{-1}$[15]。该区域分布的乔木主要是胡杨(*Populus euphratica* Oliv.);灌木主要有柽柳(*Tamarix* spp.)、盐穗木(*Halostachys caspica*);草本植物主要有骆驼刺(*Alhagi sparsifolia* Shap.ex Kell)、甘草(*Glycyrrhiza uralensis*)等植物,柽柳为该地区灌丛的优势种。

1.2 实验设计与样品采集

于2020年9月,在塔里木河下游英苏断面附近的柽柳植物群落进行土壤样品的采集,在样地内分别选取大小基本一致的3个沙包柽柳灌丛(X)和3个非沙包柽柳灌丛(F)。以冠幅内植株基部为中心,按距离植株基部的远近从冠幅内部(a)、冠幅边缘(b)和灌丛边缘(c)由内到外呈辐射状采集土样(每个位置间距1 m)。具体方法:去掉0~20 cm的极干旱表层土壤,以植株基部为中心,从东南西北4个方向的冠幅内部、冠幅边缘和灌丛边缘位置分别采集深度20~40 cm的4个土样混合,然后按四分法除去多余土样。每个样品土样分为3份,第1份放入冰盒并立即称量土壤鲜重,带回实验室放入烘箱烘干后进行土壤含水量的测定;第2份装入密封袋中带回实验室在室内风干后,过2 mm的筛进行土壤理化性质的测定;第3份装入离心管中,放入液氮罐中保存,用于DNA的提取。

1.3 测定方法

土壤理化性质测定采用鲍士旦测定方法[16],具体土壤因子、测定方法及仪器见表1。

表1 土壤理化性质测定方法及仪器

Tab. 1 Methods and instruments for the determination of soil physical and chemical properties

土壤理化性质	测定方法及仪器
硝态氮(NO_3^-)	0.01M氯化钙浸提,BRAN+LUEBBE AA3流动分析仪测定
铵态氮(NO_4^+)	0.01M氯化钙浸提,BRAN+LUEBBE AA3流动分析仪测定
速效磷(AP)	碳酸氢钠浸提-钼锑抗比色法,安捷伦CARY60紫外分光光度计测定
速效钾(AK)	乙酸铵浸提-原子吸收法,赛默飞S系列原子吸收光谱仪测定
pH	梅特勒-托利多FiveEasy Plus pH计测定
总盐(TDS)	干渣法测定
有机质(OM)	重铬酸钾容量-外加热法测定
全氮(TN)	高氯酸-硫酸消化法,福斯1035全自动定氮仪测定
全磷(TP)	酸溶-钼锑抗比色法,安捷伦CARY60紫外分光光度计测定
全钾(TK)	酸溶-原子吸收法,赛默飞S系列原子吸收光谱仪测定
电导率(EC)	HANNA HI 2315电导率仪测定
土壤含水量(SWC)	烘干称重法测定

基因组DNA的提取:采用CTAB方法对样本的基因组DNA进行提取,之后利用琼脂糖凝胶电泳检测DNA的纯度和浓度,取适量的样本DNA于离心管中,使用无菌水稀释。以稀释后的DNA为模板,使用带Barcode的特异引物(ITS5-1737F‘GGAAGTAAAAGTCGTAACAAGG’,ITS2-2043R‘GCTGCGTTCTTCATCGATGC’),New England Biolabs公司的Phusion® High-Fidelity PCR Master Mix with GC Buffer,和高效高保真酶进行PCR,确保扩增效率和准确性。PCR产物使用2%浓度的琼脂糖凝胶进行电泳检测,对目的条带使用Qiagen公司提供的胶回

收试剂盒回收产物。使用TruSeq® DNA PCR-Free Sample Preparation Kit建库试剂盒进行文库构建。构建好的文库经过Qubit和Q-PCR定量，文库合格后，使用NovaSeq6000进行上机测序（北京康普森生物技术有限公司）。

测序完成后，截去下机数据的Barcode和引物序列，通过Flash[17]软件进行拼接，再利用Qiime[18]软件对数据进行质控并去除嵌合体[19]，得到最后的有效数据（Effective tags）。使用Uparse[20]软件根据97%的一致性将序列聚类成为操作分类单元（OTUs），将OTUs序列与Unit数据库[21]进行物种注释，获得并统计各分类水平上的数据信息。

1.4 数据分析

使用Qiime软件进行Alpha多样性分析，包括Chao1指数、香农–威纳指数、辛普森指数、ACE指数、覆盖度。使用R软件（Version 2.15.3）绘制非度量多维尺度分析（Nonmetric multidimensional scaling，NMDS）图、基于距离的冗余分析（Distance-based redundancy analysis，db-RDA）图和Spearman相关性热图进行Beta多样性分析。通过与FUNGuil数据库对比对真菌功能进行分析。

使用SPSS（Version 22.0）软件分别对沙包和非沙包柽柳灌丛不同位置土壤理化性质和土壤真菌Alpha多样性的数据进行单因素方差分析（one-way ANOVA）并做多组间两两均数比较（LSD）；通过配对样本t检验对沙包和非沙包柽柳灌丛土壤理化性质以及土壤真菌Alpha多样性进行差异性分析。

2 结果与分析

2.1 柽柳灌丛土壤理化性质分析

研究区土壤pH在7.5~8.0之间，属于弱碱性土壤，pH在沙包柽柳灌丛中显著高于非沙包灌丛，但在灌丛内部无显著性差异。在沙包和非沙包柽柳灌丛中，电导率、总盐、全磷、全氮、速效钾、速效磷、硝态氮均在冠幅内部表现出最大值。速效钾的含量显著高于其它土壤养分，在柽柳灌丛中表现出由内到外逐渐减少的趋势，并在沙包灌丛中具有显著性差异，但在沙包和非沙包灌丛之间无显著性差异。全钾含量在沙包灌丛中显著大于非沙包灌丛，并在非沙包灌丛中存在显著性差异。铵态氮在非沙包灌丛边缘位置中表现出最大值，并显著高于灌丛内部的其它位置，整体上铵态氮在非沙包灌丛中显著大于沙包灌丛。速效磷在灌丛中表现为内部显著高于外部，但在沙包和非沙包之间无显著性差异。而土壤含水量、总盐、电导率、有机质、全氮、全磷、硝态氮在整个柽柳灌丛中均无显著性差异（表2）。

2.2 柽柳灌丛土壤真菌Alpha多样性分析

各组的OTUs覆盖度均高于99%，表明具有足够的测序深度。香农–威纳指数、辛普森指数、Chao1指数和ACE指数在沙包和非沙包柽柳灌丛中均无

表2 柽柳灌丛土壤理化性质分析

Tab. 2 Analysis of soil physical and chemical properties of *Tamarix chinensis* shrubs

土壤理化性质	沙包灌丛				非沙包灌丛			
	冠幅内部（Xa）	冠幅边缘（Xb）	灌丛边缘（Xc）	平均值	冠幅内部（Fa）	冠幅边缘（Fb）	灌丛边缘（Fc）	平均值
有机质（OM）/g·kg^{-1}	9.70±1.84a	6.06±0.58a	5.22±1.68a	6.99±1.01A	7.63±0.54a	7.01±0.31a	8.76±0.28a	7.80±0.32A
全氮（TN）/g·kg^{-1}	0.55±0.06a	0.41±0.03a	0.38±0.09a	0.45±0.04A	0.50±0.09a	0.41±0.04a	0.46±0.05a	0.47±0.03A
全磷（TP）/g·kg^{-1}	0.57±0.02a	0.53±0.02a	0.49±0.02a	0.53±0.01A	0.56±0.01a	0.54±0.01a	0.55±0.01a	0.55±0.01A
全钾（TK）/g·kg^{-1}	18.35±0.59a	18.56±0.75a	18.48±0.13a	18.47±0.28A	17.18±0.08b	18.03±0.07a	17.92±0.21a	17.71±0.14B
硝态氮（ NO_3^- ）/mg·kg^{-1}	6.78±3.72a	4.77±1.76a	4.63±1.72a	5.39±1.33A	7.05±2.90a	4.91±1.43a	5.08±0.24a	5.68±0.99A
铵态氮（ NO_4^+ ）/mg·kg^{-1}	4.12±0.69a	3.25±0.35a	3.44±0.34a	3.61±0.27B	4.11±0.21b	3.57±0.51b	12.15±0.28a	6.61±1.39A
速效磷（ NO_4^+ ）/mg·kg^{-1}	3.95±0.73a	1.72±0.44b	1.36±0.61b	2.34±0.50A	4.08±0.60a	1.78±0.29b	3.68±0.71ab	3.18±0.45A
速效钾（AK）/mg·kg^{-1}	679.17±133.61a	316.74±46.72b	186.08±41.54b	394.00±85.15A	406.87±101.73a	387.01±93.98a	217.97±10.31a	337.29±50.05A
pH值	7.94±0.07a	7.71±0.06a	8.01±0.25a	7.88±0.08A	7.72±0.04a	7.53±0.07a	7.52±0.02a	7.59±0.04B
电导率（EC）/mS·cm^{-1}	7.37±0.33a	4.48±0.44a	4.06±1.18a	5.31±0.64A	5.71±0.34a	5.96±1.32a	5.64±0.34a	5.77±0.41A
总盐（TDS）/g·kg^{-1}	26.76±2.03a	15.75±1.07a	14.21±4.82a	18.91±2.50A	20.81±0.73a	20.13±5.20a	18.17±1.21a	19.71±1.60A
含水量（SWC）/%	0.56a±0.06a	1.62±0.53a	2.84±1.33a	1.67±0.53A	1.44±0.27a	1.81±0.09a	1.05±0.01a	1.43±0.13A

注：数据为平均值±标准误，同行数字后不同小写字母表示灌丛内不同位置差异显著（$P<0.05$），同行数字后不同大写字母表示沙包、非沙包灌丛之间差异显著（$P<0.05$）。下同。

表3　柽柳灌丛土壤真菌多样性与丰度

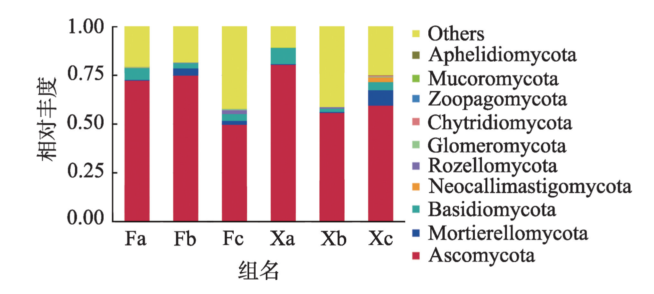
Tab. 3　Diversity and abundance of soil fungi of *Tamarix chinensis* shrubs

指数	沙包灌丛				非沙包灌丛			
	冠幅内部(Xa)	冠幅边缘(Xb)	灌丛边缘(Xc)	平均值	冠幅内部(Fa)	冠幅边缘(Fb)	灌丛边缘(Fc)	平均值
香农-威纳指数	4.01±0.33a	3.81±0.18a	4.49±0.08a	4.09±0.15A	4.11±0.24a	3.98±0.86a	4.36±1.06a	4.14±0.41A
辛普森指数	0.82±0.04a	0.85±0.01a	0.91±0.02a	0.86±0.02A	0.85±0.02a	0.78±0.14a	0.81±0.13a	0.81±0.05A
Chao1指数	338.51±5.87a	204.53±48.55a	229.23±48.93a	257.42±28.67A	321.32±31.95a	334.94±40.56a	346.91±89.51a	334.39±30.05A
ACE指数	339.41±3.07a	207.28±48.43a	234.16±50.64a	260.28±28.57A	322.39±30.63a	336.51±39.37a	352.31±87.72a	337.07±29.44A
覆盖度	0.999	0.999	0.999	0.999	0.999	0.999	0.999	0.999

显著差异,说明各灌丛中真菌丰度、多样性和均匀度差异并不明显(表3)。

2.3　柽柳灌丛土壤真菌群落物种组成分析

通过与数据库UNITE比对,共获得2005个OTUs,其中,能够注释到数据库的OTUs占62.99%。在不同的分类水平上,共检测到1界,14门,48纲,110目,227科,410属,557种。分别在门和属水平上选取丰度排名前10的门和前30的属,生成物种相对丰度柱形图进行分析。门水平上(图1),发现占据主导地位是子囊菌门,远远大于其它菌门,其平均相对丰度为65.5%。子囊菌门在沙包柽柳灌丛的冠幅内部具有最大相对丰度(80.5%),在非沙包柽柳灌丛边缘相对丰度最小(49.8%)。担子菌门和被孢霉门为第二大优势菌门,其平均相对丰度分别占4.4%和2.5%。剩余的菌门平均相对丰度均未超过1%。

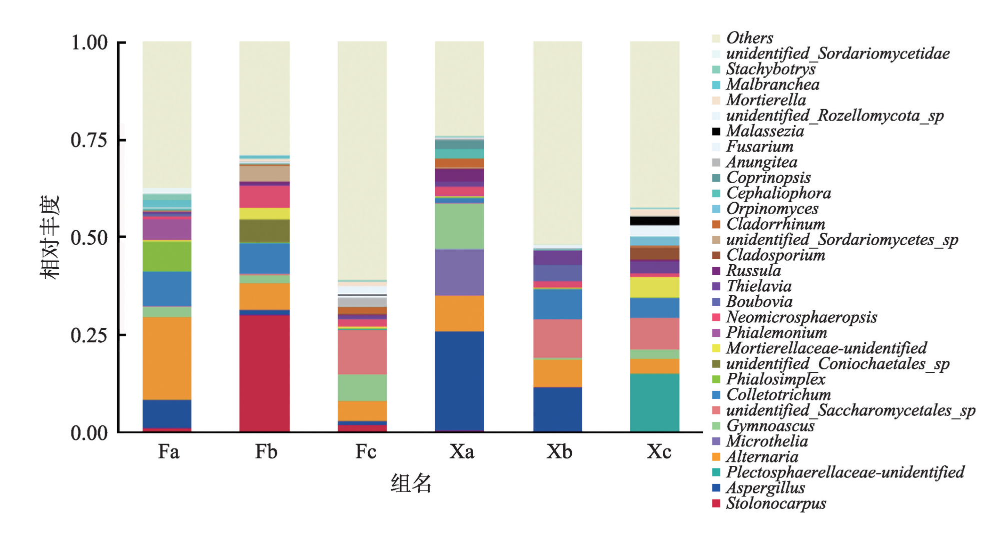


注:Ascomycota,子囊菌门;Mortierellomycota,被孢霉门;Basidiomycota,担子菌门;Neocallimastigomycota,新美鞭菌门;Mucoromycota,毛霉门。Fa,非沙包柽柳灌丛冠幅内部;Fb,非沙包柽柳灌丛冠幅边缘;Fc,非沙包柽柳灌丛边缘;Xa,沙包柽柳灌丛冠幅内部;Xb,沙包柽柳灌丛冠幅边缘;Xc,沙包柽柳灌丛边缘。

图1　柽柳灌丛土壤真菌在门水平上的相对丰度

Fig. 1　Relative abundance of soil fungi in *Tamarix chinensis* shrubs at phylum level

在属水平上(图2),链格孢属、曲霉属、*Stolonocarpus*、刺盘孢属、*unidentified-Saccharomycetales-sp*、裸子囊菌属为柽柳灌丛的主要优势菌属,其平均相对丰度分别占8.9%、7.7%、5.8%、5.2%、5.1%,4.3%。其余平均相对丰度超过1%的优势菌属有*Plectosphaerellaceae-unidentified*(2.5%),*Neomicros-*



注:*Alternaria*,链格孢属;*Aspergillus*,曲霉属;*Colletotrichum*,刺盘孢属;*Gymnoascus*,裸子囊菌属;*Thielavia*,梭孢壳属。

图2　柽柳灌丛土壤真菌在属水平上的相对丰度

Fig. 2　Relative abundance of soil fungi in *Tamarix chinensis* shrubs at genus level

phaeropsis（2.2%），*Microthelia*（2.0%），*Mortierellaceae-unidentified*（1.6%），梭孢壳属（1.6%），*Phialosimplex*（1.3%）。在不同的分组中，各自的优势菌属也不尽相同。在沙包柽柳灌丛中，曲霉属是冠幅内部和冠幅边缘的主要优势菌属，其相对丰度分别为25.3%和11.5%。*Plectosphaerellaceae-unidentified* 为灌丛边缘的主要优势菌属，其相对丰度为14.9%。在非沙包灌丛中，冠幅内部、冠幅边缘、灌丛边缘各自的主要优势菌属分别是链格孢属（21.1%）、*Stolonocarpus*（30.2%）、*unidentifiedSaccharomycetales-sp*（11.5%）。

2.4 柽柳灌丛土壤真菌群落结构NMDS分析

非度量多维尺度分析（NMDS）是基于Bray-Curtis距离来进行分析的非线性模型，根据样本中包含的物种信息，以点的形式反映在二维平面上，能够反映出生态学数据的非线性结构。NMDS可以低维分析样本之间差异性，样品距离越大差异越显著。当应力值小于0.2时，表示分析结果可用。此次NMDS分析的应力值为0.095，说明数据合理可用，可用于NMDS分析。如图3所示，沙包柽柳灌丛样品较非沙包柽柳灌丛样品分布较为分散，这说明沙包柽柳灌丛内部真菌群落结构差异性要大于非沙包柽柳灌丛。除个别样品分布距离较远以外，总体上样品主要在第3象限集中分布，说明沙包和非沙包柽柳灌丛的土壤真菌群落结构具有一定的相似性，差异并不明显。

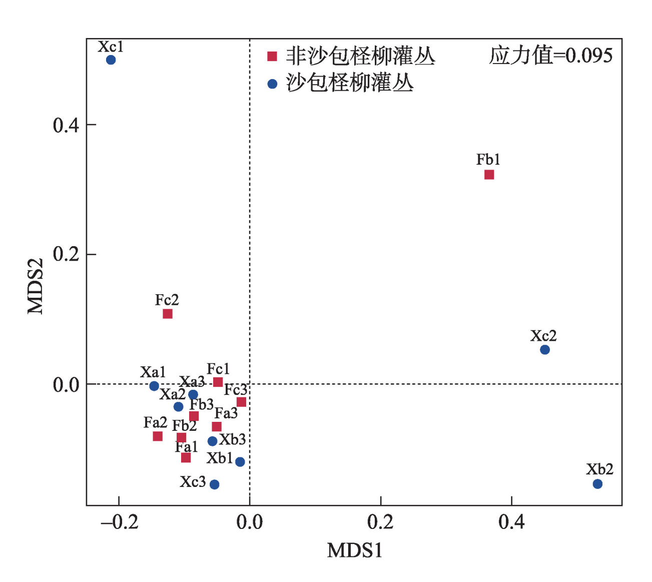


图3 基于Bray-Curtis距离的柽柳灌丛真菌群落的非度量多维尺度分析（NMDS）

Fig. 3 NMDS analysis of fungal community in *Tamarix chinensis* shrub based on Bray-Curtis distance

2.5 土壤理化性质对柽柳灌丛土壤微生物群落结构的影响

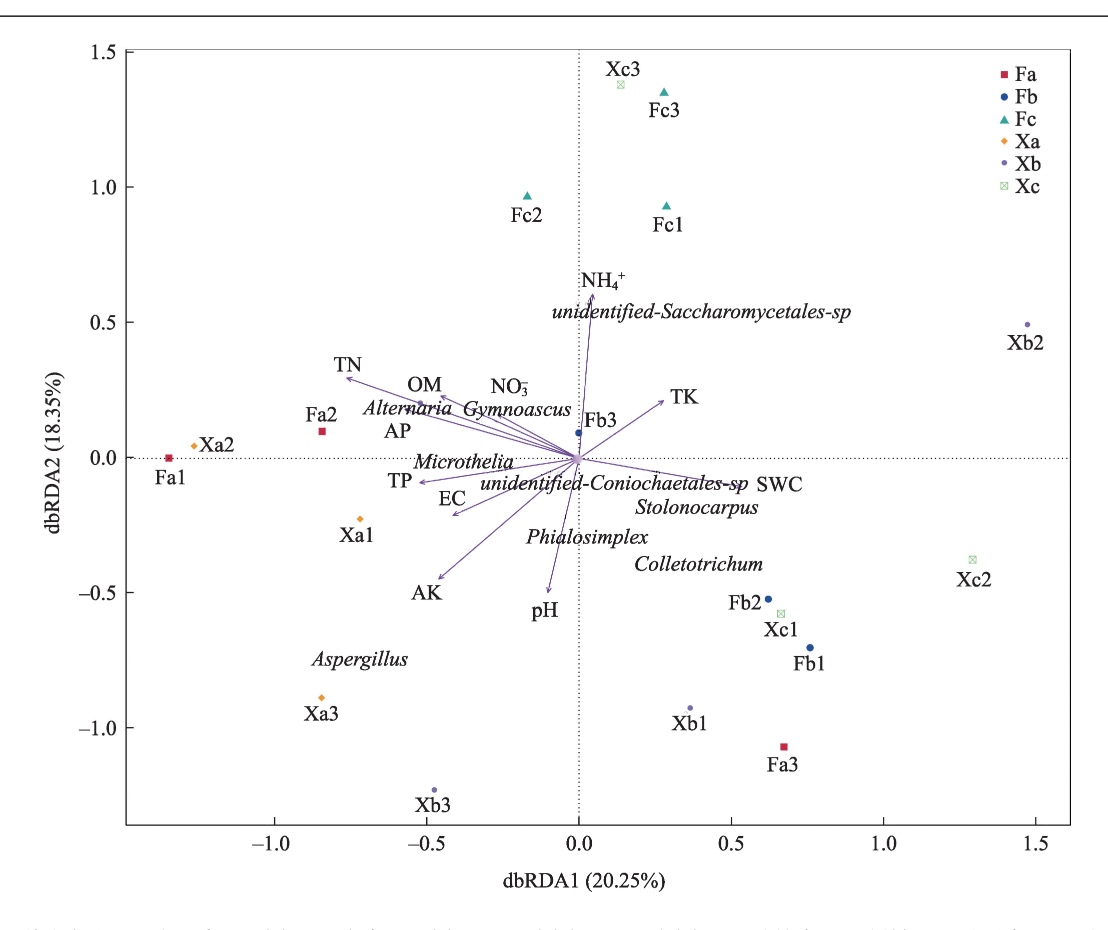
从属水平上对柽柳灌丛土壤真菌和土壤理化性质进行基于距离的冗余分析（db-RDA）。db-RDA分析是一种基于距离的冗余分析，适用于任何距离矩阵，能够反映基于菌群的距离与环境因子之间的关系。如图4所示，横、纵坐标对各土壤样品真菌群落组成差异的贡献值分别为20.25%和18.35%，两者共解释38.60%的方差变异。经db-RDA分析，全氮（R^2=0.581，P=0.002），速效钾（R^2=0.359，P=0.018），铵态氮（R^2=0.347，P=0.032）与真菌群落相关性显著，是影响真菌群落结构的主要环境因子。

通过Spearson热图对柽柳灌丛真菌群落中相对丰度排名前35的属与环境因子进行相关分析，从图5中可以得知，在相对丰度较高的优势菌属中，曲霉属与全磷、速效钾、电导率、总盐呈极显著正相关关系（P<0.01），但与全钾呈显著负相关关系（P<0.05）。*Microthelia* 与有机质、全磷呈极显著正相关关系，与速效磷呈显著正相关关系，但与土壤含水量呈极显著负相关关系。裸子囊菌属与全磷呈显著正相关关系，链格孢属与全氮呈显著正相关关系。*Phialosimplex* 与全磷呈极显著正相关关系，与速效钾呈显著正相关关系，但与全钾呈极显著负相关关系。

2.6 柽柳灌丛土壤真菌基群落因功能预测

基于真菌的物种分类，通过FUNGuild数据库对比，预测柽柳灌丛土壤真菌群落的营养型。如图6所示，柽柳灌丛土壤真菌群落主要包括3类营养型和5类互有交叉营养型功能菌群，分别是腐生营养型、共生营养型、病理营养型、病理-腐生-共生营养型、病理-共生营养型、病理-腐生营养型、病原-腐生-共生营养型、腐生-共生营养型，剩余的是未定义的营养型。柽柳灌丛土壤真菌群落的营养型以腐生营养型（30.0%）为主，占据着主导优势，其次是病理-腐生-共生营养型（10.6%）、病理-共生营养型（5.9%）、共生营养型（4.3%）在柽柳灌丛中占据着一定的优势。而对植物有害的病理营养型（1.7%）平均相对丰度较低。通过对比分析，发现腐生营养型和共生营养型含量在沙包柽柳灌丛要高于非沙包灌丛，并且在沙包和非沙包灌丛冠幅内部要高于灌丛其他位置。

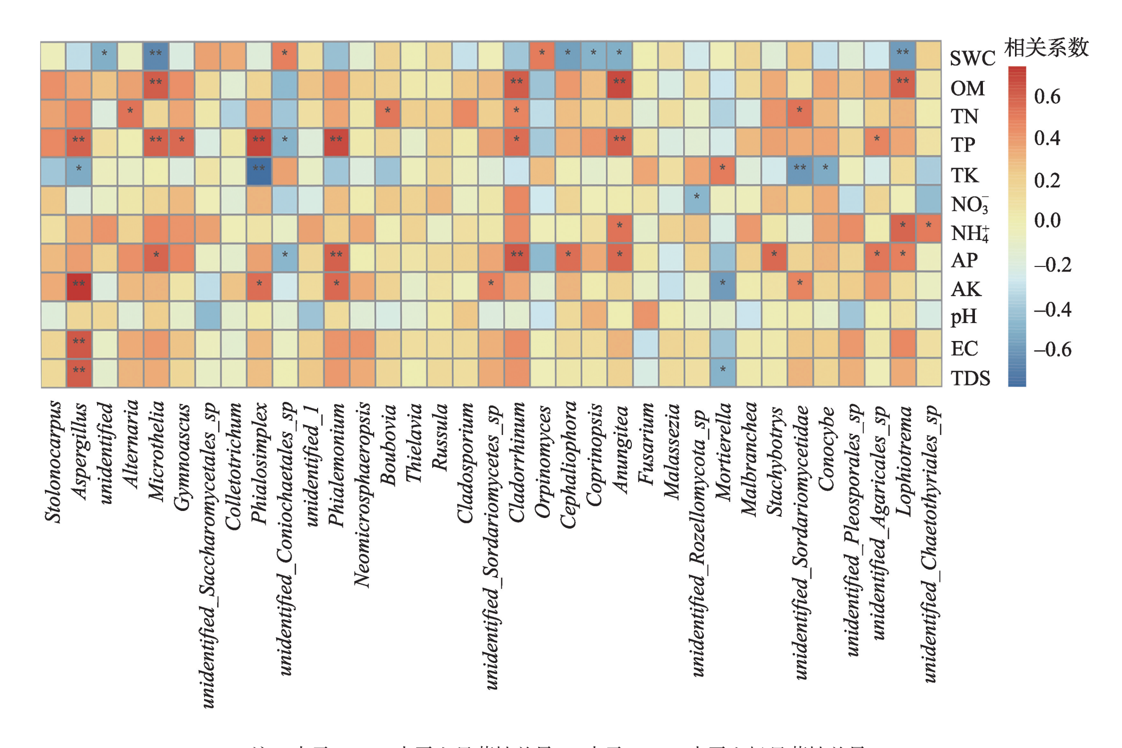
腐生营养型和共生营养型在沙包柽柳灌丛冠幅内部显著高于其它组（图7），病理-腐生营养型和



注:SWC,土壤含水量;OM,有机质;TN,全氮;TP,全磷;TK,全钾;NO_3^-,硝态氮;NH_4^+,铵态氮;AP,速效磷;AK,速效钾;EC,电导率;TDS,总盐。下同。

图4 真菌群落与土壤理化性质的db-RDA排序图

Fig. 4 db-RDA analysis of fungal communities and soil physicochemical properties



注:*表示$P<0.05$水平上显著性差异;**表示$P<0.01$水平上极显著性差异。

图5 土壤因子与真菌丰度(属水平)Spearman相关性热图

Fig. 5 Spearman heat map of correlation between soil factors and fungal abundance (genus level)

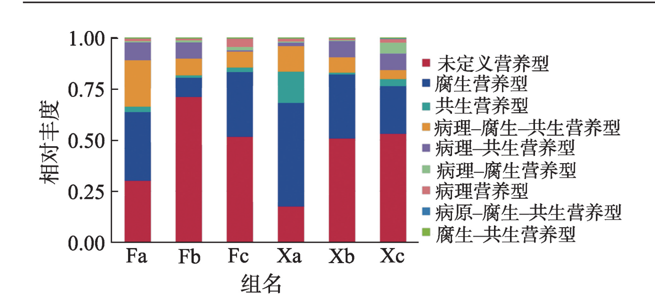


图6 FunGuild功能预测相对丰度柱形图

Fig. 6 Function predict relative abundance histogram based on FunGuild

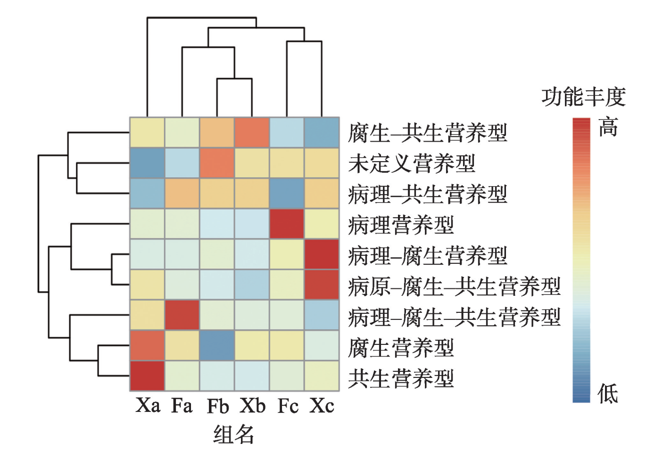


图7 FunGuild功能预测聚类热图

Fig. 7 Function predict clustering heat map based on FunGuild

病原–腐生–共生营养型在沙包柽柳灌丛边缘显著高于其它组，病原–腐生–共生营养型在非沙包柽柳灌丛冠幅内部中显著高于其它组，病理营养型在非沙包柽柳灌丛边缘中显著高于其它组。同时，从图中可以看出，沙包柽柳灌丛边缘和非沙包柽柳灌丛边缘、沙包柽柳灌丛冠幅边缘和非沙包柽柳灌丛冠幅边缘最先聚为一类，说明各自对应两个组之间土壤真菌的功能菌群结构相似度最高。沙包柽柳灌丛冠幅内部最后与其它组聚为一个大类，说明沙包柽柳灌丛冠幅内部土壤真菌的功能菌群结构与其它组存在较大的差异。

3 讨 论

土壤资源的空间异质性是干旱半干旱区的一种普遍现象[22]，灌丛沙包对土壤养分和盐分的富集作用也是导致土壤资源空间异质性的重要机理之一。在本次研究中，除pH、全钾、铵态氮外，其余土壤因子在沙包柽柳灌丛和非沙包柽柳灌丛中并没有表现出显著性差异。陈鸿洋等[23]认为，在灌丛沙堆发育的过程中，能不断提高沙堆土壤的养分含量。因此我们推测有可能是所选取的柽柳灌丛沙包所形成的年份不久，对土壤养分的富集并不明显。在沙包和非沙包柽柳灌丛中，有机质、全氮、全磷、速效钾、电导率、总盐均在冠幅内部表现出最大值，且在沙包柽柳灌丛冠幅内部高于非沙包柽柳灌丛冠幅内部，这说明除了沙包对土壤养分富集效果外，冠幅也能一定程度聚集土壤周围养分。这是因为冠幅内土壤靠近植株根部，植物根系分泌物含各种无机离子、糖类、氨基酸等化合物，为周围土壤提供了更多的营养源和能量源[24–25]，并且冠幅内枯枝落物的降解也能一定程度改善土壤环境条件。

通过对柽柳灌丛土壤真菌群落Alpha多样性分析发现，土壤真菌群落多样性与丰度在沙包和非沙包柽柳灌丛中差异并不明显。通过对土壤真菌群落结构NMDS分析，也发现沙包和非沙包柽柳灌丛土壤真菌群落结构具有一定的相似性，可能是灌丛内土壤理化因子差异不明显，也可能是土壤微生物所处的大环境土壤性质大致相同的原因。

在门水平上，子囊菌门占据着主导地位，这与众多干旱区方面的研究结果一致[26–27]。子囊菌门含大量土壤腐生真菌，具有分解木质化植被碎屑的功能[28]，子囊菌门在沙包柽柳灌丛冠幅内部含量最高，有可能是因为沙包和冠幅对土壤养分的富集效应，为子囊菌门真菌提供了适宜的土壤环境，使其更好地利用可降解植被的凋落物，促进菌群的快速增长与繁殖。在属水平上，链格孢属、曲霉属、*Stolonocarpus*、刺盘孢属、*unidentified_Saccharomycetales_sp*、裸子囊菌属为柽柳灌丛的主要优势菌属，且这些优势菌属均来自子囊菌门，这与郭成瑾等[29]对沙漠固沙植物根际土壤真菌研究结果相似。其中链格孢属[30]和刺盘孢属[31]属于病原菌，对植物有一定的侵害作用。曲霉属在自然界分布极广，部分曲霉素具有很强的酶活性，具有降解土壤木质素的能力[32]，是引起多种物质霉腐的主要微生物之一。

土壤真菌群落结构与土壤理化因子的相关分析发现，全氮、速效钾、铵态氮是影响土壤真菌群落结构的主要环境因子。氮与钾是植物所需营养物质，这些物质能促进植物生长发育，增加土壤肥力[33]，同时也能为微生物的新陈代谢提供营养元素。影响着土壤真菌的数量、种类以及群落结构。

在土壤理化因子与土壤真菌Spearson相关性分析中,全氮、全磷、速效钾、电导率、总盐、土壤含水量与不同的优势菌属有着不同的显著性影响。这可能是不同菌属的生理特性和生活习性不同,对土壤因子表现出不同的偏好性。

基于真菌基因功能预测,发现柽柳灌丛土壤真菌群落腐生营养型(30.0%)占据着主导优势,而对植物有害的病理营养型(1.7%)含量较低,这说明柽柳灌丛真菌群落结构组成比较健康。沙包柽柳灌丛冠幅内部、非沙包柽柳灌丛冠幅内部功能菌与其它组存在一定的结构差异,尤其沙包柽柳灌丛冠幅内部与其它组存在显著差异。这说明沙包和冠幅对土壤真菌营养型具有一定的影响,并且沙包和冠幅的综合效应对柽柳灌丛的土壤真菌营养型具有显著影响。另外,本研究中还有17.6%~53.2%的功能菌没能注释出来,在柽柳灌丛中的真菌功能方面仍有待进一步研究。

4 结 论

本文以塔里木河下游沙包柽柳灌丛和非沙包柽柳灌丛为研究对象,基于高通量测序对沙包柽柳灌丛和非沙包柽柳灌丛土壤真菌群落结构及功能进行初步研究,结合土壤理化性质,分析了沙包和土壤理化性质对土壤真菌群落结构和功能的综合影响,得出以下结论:

(1) 柽柳灌丛沙包和冠幅对土壤养分、盐分和土壤真菌数量有一定的富集作用,但对大多土壤因子富集效应不显著。

(2) 本研究共获得2005个OTUs,在不同分类水平上注释到1界14门48纲110目227科410属557种,在门分类水平,子囊菌门、担子菌门和被孢霉门为柽柳灌丛主要的优势菌门,在属分类水平,链格孢属、曲霉属、刺盘孢属为柽柳灌丛的主要优势菌属。

(3) 全氮、速效钾、铵态氮是影响土壤真菌群落结构的主要环境因子。全磷与曲霉属、*Microthelia*、裸子囊菌属、*Phialosimplex*均呈显著正相关关系,全氮与链格孢属呈显著正相关关系。

(4) 在柽柳灌丛中共检测到3类营养型(腐生、共生、病理营养型)和5类互有交叉营养型功能菌群,其中土壤真菌群落的营养型以腐生营养型为主,其沙包和冠幅的综合效应对土壤真菌功能组成有较大的影响。

由于本次实验所选取的沙包灌丛形成年份不久,导致沙包对土壤养分的富集以及土壤真菌的影响不明显。在今后的研究中,可以从选取沙包年龄较大的灌丛以及不同土壤深度方面去对土壤微生物进行深入研究,以期对塔里木河生态恢复提供更多基础、科学的数据。

致谢:感谢北京康普森生物技术有限公司对本试验提供测序技术支持

参考文献(References)

[1] 邹全程, 唐绯绯, 刘中原, 等. 瞬时过表达ThCBL4基因提高刚毛柽柳耐盐能力[J]. 林业科学研究, 2018, 31(3): 63–70. [Zou Quancheng, Tang Feifei, Liu Zhongyuan, et al. A novel calcineurin B-like proteins gene (ThCBL4) improving the salt tolerance in transient overexpression *Tamarix hispida*[J]. Forest Research, 2018, 31(3): 63–70.]

[2] 宁虎森, 何苗, 罗青红, 等. 新疆柽柳林生态服务功能及其价值评估分析[J]. 生态科学, 2019, 38(4): 111–118. [Ning Husen, He Miao, Luo Qinghong, et al. Evaluation of ecosystem services of *Tamarix chinensis* forest in Xinjiang[J]. Ecological Science, 2019, 38(4): 111–118.]

[3] 谭凤翥, 王雪芹, 王海峰, 等. 柽柳灌丛沙堆及丘间地蚀积分布随背景植被变化的风洞实验[J]. 干旱区地理, 2018, 41(1): 56–65. [Tan Fengzhu, Wang Xueqin, Wang Haifeng, et al. Wind tunnel simulation on distribution change of erosion and deposition around nebkhas and interdune under different background vegetation coverage[J]. Arid Land Geography, 2018, 41(1): 56–65.]

[4] 刘博, 刘红玲, 穆雨迪, 等. 塔里木河下游柽柳沙包稳定同位素碳与灌丛的相关性[J]. 干旱区研究, 2018, 35(3): 728–734. [Liu Bo, Liu Hongling, Mu Yudi, et al. Correlation between the stable carbon isotopes in annual layers of *Tamarix ramosissima* sand-hillocks in the lower reaches of the Tarim River[J]. Arid Zone Research, 2018, 35(3): 728–734.]

[5] 李君, 赵成义, 朱宏, 等. 柽柳(*Tamarix* spp.)和梭梭(*Haloxylon ammodendron*)的"肥岛"效应[J]. 生态学报, 2008, 27(12): 5138–5147. [Li Jun, Zhao Chengyi, Zhu Hong, et al. Species effect of *Tamarix* spp. and *Haloxylon ammodendron* on shrub 'fertile island'[J]. Acta Ecologica Sinica, 2008, 27(12): 5138–5147.]

[6] Xing H Q, Xiao Z W, Yan J Z, et al. Effects of continuous cropping of maize on soil microbes and main soil nutrients[J]. Pratacultural Science, 2011, 28(10): 1777–1780.

[7] Han Y Z, Zeng B, Huang J G. Studies on Italian ryegrass rhizosphere microbes[J]. Chinese Journal of Grassland, 2011, 33(4): 78–82.

[8] Wei X R, Huang M B, Shao M A, et al. Shrubs increase soil re-

sources heterogeneity along semiarid grass slopes in the Loess Plateau[J]. Journal of Arid Environments, 2013, 88(1): 175−183.

[9] Cao C Y, Abulajiang, Yusuwaji, Zhang Y, et al. Assessment of the effects of phytogenic nebkhas on soil nutrient accumulation and soil microbiological property improvement in semi-arid sandy land [J]. Ecological Engineering, 2016, 91: 582−589.

[10] 陈明, 朱建雯, 盛建东, 等. 柽柳冠茎对其土壤酶活性及微生物数量的影响[J]. 西北农业学报, 2008, 17(2): 212−217. [Chen Ming, Zhu Jianwen, Sheng Jiandong, et al. The effect of *Tamarix* spp canopy on the soil enzyme activities and the microbial quantity [J]. Acta Agriculturae Boreali-Occidentlais Sinica, 2008, 17(2): 212−217.]

[11] 唐浩琪, 张娜, 孙波, 等. 典型农田土壤中丛枝菌根真菌−根际细菌互作及与氮磷利用的关系[J]. 微生物学报, 2020, 60(6): 1117−1129. [Tang Haoqi, Zhang Na, Sun Bo, et al. Effect of interaction between arbuscular mycorrhizal fungi and rhizosphere bacteria in farmland soils on nutrients utilization[J]. Acta Microbiologica Sinica, 2020, 60(6): 1117−1129.]

[12] Yuste J C, Penuelas J. Drought-resistant fungi control soil organic matter decomposition and its response to temperature[J]. Global Change Biology, 2011, 17(3): 1475−1486.

[13] 庞志强, 余迪求. 干旱胁迫下的植物根系−微生物互作体系及其应用[J]. 植物生理学报, 2020, 56(2): 109−126. [Pang Zhiqiang, Yu Diqiu. Plant root system-microbial interaction system under drought stress and its application[J]. Plant Physiology Communications, 2020, 56(2): 109−126.]

[14] 梁晋刚, 焦悦, 刘鹏程, 等. 丛枝菌根真菌作为指示性物种评估转基因作物对土壤微生物影响的研究概述[J]. 浙江农业学报, 2018, 30(7): 1267−1272. [Liang Jingang, Jiao Yue, Liu Pengcheng, et al. Arbuscular mycorrhizal fungi as a potential indicator to assess effects of genetically modified crops on soil microorganisms [J]. Acta Agriculturae Zhejiangensis, 2018, 30(7): 1267−1272.]

[15] 杨青, 何清. 塔里木河流域下游的气候变化与生态环境[J]. 新疆气象, 2000, 23(3): 11−14. [Yang Qing, He Qing. Relationship between climate change and ecological environment in the lower reaches of Tarim River Basin[J]. Bimonthly of Xinjiang Meteorology, 2000, 23(3): 11−14.]

[16] 鲍士旦. 土壤农化分析[M]. 3版. 北京: 中国农业出版社, 2000. [Bao Shidan. Soil and agricultural chemistry analysis[M]. 3rd ed. Beijing: China Agriculture Press, 2000.]

[17] Magoč T, Salzberg S L. FLASH: Fast length adjustment of short reads to improve genome assemblies[J]. Bioinformatics, 2011, 27 (21): 2957−2963.

[18] Caporaso J G, Kuczynski J, Stombaugh J, et al. QIIME allows analysis of high-throughput community sequencing data[J]. Nature Methods, 2010, 7(5): 335−336.

[19] Rognes T, Flouri T, Nichols B, et al. VSEARCH: A versatile open source tool for metagenomics[J]. Peerj, 2016, 4(10): 1−22.

[20] Haas B J, Gevers D. Chimeric 16S rRNA sequence formation and detection in Sanger and 454-pyrosequenced PCR amplicons[J]. Genome Research, 2011, 21(3): 494−504.

[21] Kõljalg U, Nilsson R H, Abarenkov K. Towards a unified paradigm for sequence-based identification of fungi[J]. Molecular Ecology, 2013, 22(21): 5271−5277.

[22] 李茜倩, 张元明. 荒漠藓类结皮边缘效应下土壤肥力的灰色关联度分析[J]. 中国沙漠, 2019, 39(3): 17−24. [Li Xiqian, Zhang Yuanming. Grey relation analysis on soil fertility as influenced by edge effects of moss crust patch in a temperate desert[J]. Journal of Desert Research, 2019, 39(3): 17−24.]

[23] 陈鸿洋, 尚振艳, 傅华, 等. 荒漠区不同大小灌丛周围土壤微生物生物量及活性特征[J]. 草业学报, 2015, 24(2): 70−76. [Chen Hongyang, Shang Zhenyan, Fu Hua, et al. Soil microbial biomass and activity under desert shrub canopies[J]. Acta Prataculturae Sinica. 2015, 24(2): 70−76.]

[24] 彭钰洁, 程楠, 李佳佳, 等. 氮肥减施对玉米幼苗根系分泌物影响的根际代谢组学分析[J]. 中国生态农业学报, 2018, 26(6): 21−28. [Peng Yujie, Cheng Nan, Li Jiajia, et al. Effects of nitrogen fertilizer reduction on root exudates of maize seedling analyzed by rhizosphere metabonomics[J]. Chinese Journal of Eco-Agriculture, 2018, 26(6): 21−28.]

[25] 李冬洁. 植物根系分泌物与根际微生物的相互作用[J]. 广东蚕业, 2018, 52(4): 21. [Li Dongjie. Interaction between plant root exudates and rhizosphere microorganisms[J]. Guangdong Canye, 2018, 52(4): 21.]

[26] 孙倩. 宁夏中部干旱带不同作物根际土壤真菌群落多样性及群落结构[J]. 微生物学通报, 2019, 46(11): 2963−2972. [Sun Qian. Fungal community diversity and structure in rhizosphere soil of different crops in the arid zone of central Ningxia[J]. Microbiology, 2019, 46(11): 2963−2972.]

[27] 王艳云, 郭笃发. 应用高通量测序技术研究柽柳、獐茅土壤真菌多样性[J]. 生物技术通报, 2016, 32(7): 48−53. [Wang Yanyun, Guo Dufa. The application of 454 high-throughput sequencing technology into anlaysing the diversity of soil fungi in the field planting *Tamarix chinensis* and Angiospermae[J]. Biotechnology Bulletin, 2016, 32(7): 48−53.]

[28] de Boer W, Folman L B, Summerbell R C, et al. Living in a fungal world: Impact of fungi on soil bacterial niche development[J]. Fems Microbiology Reviews, 2005, 29(4): 795−811.

[29] 郭成瑾, 张丽荣, 沈瑞清, 等. 宁夏境内腾格里沙漠固沙植物根际土壤真菌多样性研究[J]. 菌物学报, 2017, 36(5): 552−562. [Guo Chengjin, Zhang Lirong, Shen Ruiqing, et al. Diversity of rhizosphere soil fungi in sand-fixation plants in Tengger Desert of Ningxia Autonomous Region[J]. Mycosystema, 2017, 36(5): 552−562.]

[30] 康子腾, 姜黎明, 罗义勇, 等. 植物病原链格孢属真菌的致病机制研究进展[J]. 生命科学, 2013, 25(9): 908−914. [Kang Ziteng, Jiang Liming, Luo Yiyong, et al. The research advances of mechanism of pathogenicity of *Alternaria phytopathogenic* fungi[J]. Chinese Bulletin of Life Sciences, 2013, 25(9): 908−914.]

[31] 吴良庆, 朱立武, 衡伟, 等. 砀山梨炭疽病病原鉴定及其抑菌药

剂筛选[J]. 中国农业科学, 2010, 43(18): 3750−3758. [Wu Liangqing, Zhu Liwu, Heng Wei, et al. Identification of Dangshan pear anthracnose pathogen and screening fungicides against it[J]. Scientia Agricultura Sinica, 2010, 43(18): 3750−3758.]

[32] 郁红艳, 曾光明, 黄国和, 等. 木质素降解真菌的筛选及产酶特性[J]. 应用与环境生物学报, 2004, 10(5): 639−642. [Yu Hongyan, Zeng Guangming, Huang Guohe, et al. Screening of lignin-degrading fungi and their enzyme production[J]. Chinese Journal of Applied & Environmental Biology, 2004, 10(5): 639−642.]

[33] 马剑, 刘贤德, 李广, 等. 祁连山中段青海云杉林土壤肥力质量评价研究[J]. 干旱区地理, 2019, 42(6): 1368−1377. [Ma Jian, Liu Xiande, Li Guang, et al. Evaluation on soil fertility quality of *Picea crassifolia* forest in middle Qilian Mountains[J]. Arid Land Geography, 2019, 42(6): 1368−1377.]

Community structure and diversity of soil fungi in *Tamarix chinensis* shrubs in the lower reaches of Tarim River

XIAO Fangnan, JIANG Meng, LI Yuanyuan, DANG Hanli, PENG Mengwen, ZHUANG Li

(School of Life Sciences, Shihezi University, Shihezi 832003, Xinjiang, China)

Abstract: The soil fungal community plays an important role in maintaining soil ecosystem functions in arid areas. In this study, we collected soil samples (i.e., within the canopy, at the edge of the canopy, and at the edges of shrubs) from nebkhas and non-nebkhas *Tamarix* shrub communities at the Yingsu section of the lower reaches of Tarim River, Xinjiang, China. High-throughput sequencing technology was used to explore the composition and structure of the soil fungal community in these samples; the distribution of soil fungal communities in nebkhas and non-nebkhas *Tamarix* shrubs, as well as the comprehensive effects of nebkhas and soil factors on soil fungal communities and functions, was also determined. The following results were obtained. (1) Soil pH, available K, total K, ammonium N, and available P significantly differed according to the location of the *Tamarix* shrubs, but no significant differences in soil moisture, electrical conductivity, total salt, organic matter, total N, total P, and nitrate N in whole shrubs were noted. (2) The soil fungal community structure of nebkhas and non-nebkhas *Tamarix* shrubs showed some similarities. The soil fungi of *Tamarix* shrubs could be divided into 1 kingdom, 14 phyla, 48 classes, 110 orders, 227 families, 410 genera, and 557 species. Species from the phyla Ascomycota, Basidiomycota, and Mortierellomycota and the genera *Alternaria*, *Aspergillus*, *Stolonocarpus*, *Colletotrichum*, *Unidentified_saccharomycetales_sp*, and *Gymnoascus* clearly dominated the fungal communities observed. (3) db-RDA showed that total N, available K, and ammonium N are the main environmental factors affecting the structure of the soil fungal communities. Spearman correlation analysis showed significant positive correlations between total P and *Aspergillus*, *Microthelia*, *Gymnoascus*, and *Phialosimplex* and between total N and *Alternaria*. (4) Function prediction using FUNGuild revealed three types of saprotrophic, symbiotrophic, and pathotrophic functional bacteria and five types of cross-trophic functional fungi in the *Tamarix* shrubs. Saprotrophic functional fungi dominated (30.0%) other types of fungi in these shrubs. (5) Although the enrichment effect of the nebkhas and canopy of *Tamarix* shrubs had no obvious effects on soil nutrients and microorganisms, significant differences in the functions of the fungi were observed. The comprehensive effect of the nebkhas and canopy of *Tamarix* shrubs also indicated a great impact on the functional composition of soil fungi.

Key words: high throughput sequencing; functional gene prediction; nebkhas; soil fungal community; *Tamarix chinensis*